

# Auswirkung von Spätbruten auf Mauser und Rückkehrtrate bei einem Weistreckenzieher, dem Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*)

Martin Buchmann, Barbara Helm, Peter Rothery & Heiner Flinks

---

Buchmann M, Helm B, Rothery P & Flinks H 2009: Consequences of late breeding on moult and recovery rate of a long-distance migrant, the Wheatear (*Oenanthe oenanthe*). *Vogelwarte* 47: 125-133.

The present study investigates consequences of late breeding for the seasonal time management of long-distance migrants, as exemplified by the Wheatear. We examined whether the time course of moult was changed, whether seasonal activities were overlapped, and whether the sexes differed in the ways they modified seasonal behaviour when breeding late. Furthermore, we expected that late breeders would incur a cost of additional late breeding by reduced return rates. The results of the study showed that in Wheatears without late clutches both sexes initiated moult simultaneously soon after fledging of the clutch. Late breeders, in contrast, delayed moult onset. The delay was much more pronounced in females (23 days) than males (6 days). As a consequence, late breeding males but not females frequently overlapped breeding and moult, while females may have incurred time pressure to finish moult in time for migration. Despite the late onset of moult, its duration was extended by approximately one week, and therefore, late breeders did not compensate for their seasonal delay. Yet although double clutches are most likely to be demanding, late-breeding Wheatears showed no signs of decreased, but instead, tentatively elevated return rates. Return rates were independent of age, sex, and number of clutches and averaged 23.5 %. We propose that only Wheatears in excellent physical condition initiate additional late clutches and are able to compensate for any arising costs.

✉ MB: Unterer Sand 12, 55596 Waldböckelheim; BH: Max Planck Institute for Ornithology, D-82346 Andechs;  
PR: Centre for Ecology and Hydrology, CEH Monks Wood, Abbots Ripton, Huntingdon, Cambridgeshire PE28 2LS, GB;  
HF: Am Kuhm 19, 46325 Borken. E-Mail: hfinks@gmx.de.

---

## 1. Einleitung

Steinschmätzer sind Weistreckenzieher, die südlich der Sahara überwintern. Von Anfang April bis zum Wegzug im frühen September verbringen sie ca. 150 Tage im Brutgebiet. Sie können in Deutschland zwei Bruten aufziehen, die Häufigkeit von Zweitbruten ist aber von Jahr zu Jahr unterschiedlich und auch vom Brutgebiet abhängig (Suter 1988; Buchmann 2001). Vor dem Abzug aus dem Brutgebiet durchlaufen adulte Steinschmätzer eine komplette Mauser. Man sollte annehmen, dass die Mauser von anderen saisonalen Aktivitäten weitestgehend getrennt wird, da nur ein voll funktionsfähiges Gefieder bei der Jagd nach Insekten eine optimale Versorgung der Jungen ermöglicht. Ähnliches gilt für den Zug, da schwer vorstellbar ist, dass Zugvögel ihre Reise mit noch wachsenden Federn antreten.

Ein genauerer Blick in die Literatur (Suter 1988; Payne 1972; Foster 1975; Orell & Ojanen 1980; Daan et al. 1989; Hahn et al. 1992; Jenni & Winkler 1994; Flinks et al. 2008) macht aber deutlich, dass es bei vielen Arten durchaus zu Überschneidungen kommen kann, sowohl zwischen Brut und Mauser als auch zwischen Mauser und Zug. Dies wird begründet mit einer Abwägung der Vorteile einer längeren Brut bzw. eines zeitigeren Abzuges gegenüber den Nachteilen einer Überschneidung dieser Aktivitäten mit der Mauser.

Für Weistreckenzieher wie den Steinschmätzer, die nur relativ wenig Zeit im Brutgebiet verbringen, sind

derartige Abwägungen besonders brisant. Einerseits stellt eine späte, zweite Brut einen deutlich erhöhten Reproduktionserfolg in Aussicht. Andererseits sollte eine Überlappung der Mauser mit anderen Aktivitäten entweder die Versorgung der Jungen durch Insektenjagd oder den Weistreckenflug nach Afrika erheblich erschweren. Auch die dritte Möglichkeit, eine Beschleunigung der Mauser, wird als nachteilig betrachtet, weil dadurch die Gefiederqualität reduziert werden kann (Dawson et al. 2000). Die höhere Belastung durch zwei Bruten, die Überlappung von saisonalen Aktivitäten und eine eventuell verkürzte Mauserdauer könnten einen Einfluss auf die Überlebensrate haben, was für andere Vogelarten (Newton 1966; Nilsson & Svensson 1996; Slagsvold & Dale 1996; Hemborg & Merilä 1998) nachgewiesen wurde.

Das führte uns zu der zentralen Frage, wie Steinschmätzer ihre Mauser zeitlich organisieren, wenn sie noch so spät im Jahr brüten, dass wenig Zeit zwischen Brutende und Beginn des Wegzuges bleibt.

Bei Steinschmätzern, die in Rheinland-Pfalz Zweitbruten zeitigen, könnte genau diese Situation eintreten. Die spätesten Jungen werden erst am 20. bis 25. Juli flügge, ausnahmsweise auch erst am 1. August. Der Wegzug aus dem Brutgebiet ist im Mittel am 8. September beendet, die letzten Steinschmätzer verlassen das Gebiet um den 14. September. Es blieben somit lediglich

45 Tage für die Mauser, wenn eine Überlappung mit der Jungenaufzucht wie auch mit dem Wegzug vermieden werden soll. Angesichts dieser knappen Zeitspanne für die Mauser haben wir am Steinschmätzer die folgenden Fragen untersucht:

- Wie sieht das Zeitmanagement des Steinschmätzers für den Federwechsel aus?
- Wird die Mauserdauer verkürzt?
- Überlappen sich Brut und Mauser bzw. Mauser und Zug?
- Ist der Mauserverlauf bei beiden Geschlechtern gleich oder ist er bei den Weibchen flexibler als bei den Männchen, wie an einigen anderen Arten nachgewiesen (Slagsvold 1999)?
- Unterscheiden sich die Rückkehraten von Steinschmätzern mit nur einer von denen mit zwei Bruten?

## 2. Untersuchungsgebiet und Methode

Das Untersuchungsgebiet (72 km<sup>2</sup>) umfasst überwiegend weinbaulich genutzte Flächen mit kleinen Mauern sowie zwei Sandgruben und einen Steinbruch (3 km<sup>2</sup>) im Rheinhesischen Hügelland und am nördlichen Haardtrand in Rheinland-Pfalz (Buchmann 2001). Die ca. 300 Brutpaare leben in acht räumlich voneinander getrennten Teilpopulationen, außerdem gibt es noch einige Einzelpaare. Die nächst größte Stadt im Südwesten ist Bad Dürkheim (49° 40' N, 8° 05' E). Von 1997 bis 2002 wurden die Brutgebiete von Ende März bis Anfang September wöchentlich und während der Brutzeit von Mai bis Juli täglich kontrolliert. Die Rückkehraten wurden von 1998 bis 2003 registriert.

Adulte Steinschmätzer wurden mit Schlagfalle oder Zwerg, einer Kästchenfalle, die vor das Nest gehängt wird, gefangen, mit einem Aluminiumring und 3-4 Farbringen individuell markiert, altersbestimmt, biometrisch vermessen und auf den Mauserstatus hin untersucht. Danach wurden sie unverzüglich freigelassen. Nestlinge wurden im Alter von 6 bis 10 Tagen mit einem Aluminiumring gekennzeichnet. Das Legedatum wurde, soweit nicht direkt bekannt, anhand des Alters der Nestlinge zuzüglich einer Bebrütungszeit von 13 Tagen und unter Berücksichtigung der mittleren Gelegegröße bestimmt.

Um die Auswirkungen von Spätbruten auf die Mauser zu bestimmen wurden die Steinschmätzer in zwei Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe (Nicht-Spätbrüter) umfasste Paare mit nur einer Brut bzw. einer frühen Ersatzbrut. Zur zweiten Gruppe (Spätbrüter) gehörten Paare, die Zweitbruten aufnahmen oder Ersatzbruten aufzogen, die zeitlich den Zweitbruten entsprachen. Da Nachgelege von Erstbruten eine klare Trennung verwischen, war es nötig, eine zeitliche Grenzlinie für die Zuordnung zu Spätbrütern und Nicht-Spätbrütern zu ziehen. Basierend auf brutbiologischen Daten unserer Steinschmätzerpopulation (Buchmann 2001) wählten wir als Stichtag das mittlere Datum zwischen den ersten und letzten beobachteten Bruten, den 25. Mai. Beginnend mit diesem Tag wurden Bruten als Spätbruten definiert. Insgesamt wurden 186 Steinschmätzer auf den Mauserstatus hin untersucht, wobei von 182 Vögeln der genaue Brutstatus bekannt war. Der Stichprobenumfang war für beide Gruppen etwa gleich groß (Tab.1).

**Tab. 1:** Anzahl der auf Mauser untersuchten Steinschmätzer in Relation zum Brutstatus. – *Number of Wheatears with moult records in relation to their breeding status.*

Brutstatus – <i>breeding status</i>	Anzahl der Vögel <i>Number of birds</i>	
	♂	♀
Nicht-Spätbrüter – <i>non-late breeders</i>	38	38
Spätbrüter – <i>late breeders</i>	44	62
Unbekannt – <i>unknown</i>	1	3
Summe – <i>total</i>	83	103

Die postnuptiale Mauser wurde an den 10 Handschwingen untersucht. Der Mauserfortschritt wurde in 10 %-Schritten der zu erwartenden Federlänge geschätzt. Nach der Methode von Newton (1966) und Ginn & Melville (1983) wurden diese Werte den Mauserstufen wie folgt zugeordnet: alte Feder = 0, fehlende Feder oder Kiel = 1, geöffneter Kiel bis Federlänge 40 % der potentiellen Länge = 2, 40 % bis 70 % der potentiellen Länge = 3, 70 % bis Feder fast ausgewachsen = 4 und neue Feder = 5. Die Handschwingen wurden von innen nach außen gezählt (Svensson 1992). Mit Abschluss der Handschwingenmauser ist auch die Erneuerung des restlichen Gefieders weitgehend abgeschlossen.

Wie bei vielen Vogelarten unterscheiden sich beim Steinschmätzer die Handschwingen massiv in der Größe. Die 8. Handschwinge ist am längsten und die 10. am kürzesten. Weil die Handschwingen je nach Fläche und Länge unterschiedlich schnell wachsen, ergibt die oben beschriebene Messweise ein unausgewogenes Bild des Gesamtfortschritts der Mauser und eine ungenaue Schätzung der Mauserdauer. Deshalb haben wir neben den Mauserstufen bei allen Untersuchungen auch den prozentuellen Fortschritt der Gesamtmauser berücksichtigt. Dazu haben wir die Mauserstufen aller Handschwingen umgerechnet in den Prozentanteil der nachgewachsenen Federmasse (PFMG). Die Federmasse wurde für jede Handschwinge anhand des rechten Flügels eines aus der Population stammenden Steinschmätzers bis auf 0,1mg genau ermittelt

**Tab. 2:** Masseanteil (%) der Handschwingen 1 bis 10 an der Gesamtmasse aller Handschwingen eines rechten Steinschmätzerflügels (Alistair Dawson, unpubl. Daten). – *Proportion of total primary mass (%) of primaries 1 to 10 of a right wing of a Wheatear (Alistair Dawson, unpubl. data).*

Handschwinge <i>primary</i>	Anteil an der Federmasse (%) <i>proportion of feather mass (%)</i>
1	8
2	8,5
3	9,1
4	9,6
5	10,2
6	11,3
7	12,9
8	14,8
9	15,7
10	0,6

(Alistair Dawson, unpubl. Daten). Anhand des Anteils der Feder an der Gesamtmasse aller Handschwingen (z. B. 1. Handschwinge: 8% der gesamten Handschwingenmasse; Tab. 2) wurden dann die Mauserstufen in PFMG-Werte umgewandelt. Da die Umwandlung der Mauserstufen jetzt Federmasseunterschiede berücksichtigt (Summers et al. 1983; Underhill & Joubert 1995; Dawson 2003; Underhill 2003; Dawson & Newton 2004), führt dies zu einem stärker linearen Wachstumsmuster und einer genaueren Schätzung der Mauserzeiten (Newton & Rothery 2000). Wir nutzten PFMG-Daten (Tab. 2) für genauere Analysen, haben aber der besseren Vergleichbarkeit halber die klassischen Mauserstufen ebenfalls statistisch ausgewertet und für die Abbildungen genutzt.

Die Schätzung des Mauserbeginns und der Mauserdauer anhand von Fangdaten von Wildvögeln wirft Probleme auf. In die klassischen Berechnungen gehen meist nur Individuen in aktiver Mauser ein, weil Vögel, die noch nicht mit der Mauser begonnen oder sie bereits beendet haben, die Schätzungen verzerren. Beispielsweise ist nicht klar, ob ein Vogel, der am 10. Juni noch nicht mausert, erst am 30. Juni oder bereits am 11. Juni mit der Mauser begonnen hätte. Diesem Problem schafft das „U-Z Modell“ (Mausermodell von Underhill und Zucchini 1988) Abhilfe, denn es berücksichtigt separat den jeweiligen Anteil von Vögeln, die noch nicht oder nicht mehr mausern (vgl. Newton & Rothery 2000). Daher verwendeten wir das U-Z Modell (Typ 5, Underhill et al. 1990) für die Analyse der Steinschmätzerdaten. Mithilfe dieses Modells schätzten wir den Mauserbeginn, die Standardabweichung des Mauserbeginns und die Mauserdauer der Steinschmätzerpopulation. Um zu testen, ob sich Spät- und Nicht-Spätbrüter sowie männliche und weibliche Steinschmätzer unterscheiden, schätzten wir den zeitlichen Verlauf der Mauser in fünf verschiedenen Modellen: Unter Berücksichtigung von Brutstatus, Geschlecht, und Interaktionen zwischen beiden Faktoren (Modell 1), unter Berücksichtigung von Brutstatus und Geschlecht ohne Interaktionen (Modell 2), unter Berücksichtigung nur von Geschlecht (Modell 3) und nur von Brutstatus (Modell 4), und ohne Berücksichtigung von Geschlecht und Brutstatus (Modell 5).

An Modell 1 überprüften wir mittels z-Tests den Einfluss von Brutstatus und Geschlecht auf die geschätzten Mauserzeiten (vgl. Flinks et al. 2008). Eine Überprüfung des Erklärungswerts anhand eines Informationsindex (AIC, Burnham & Anderson 1998) erbrachte ähnliche Befunde.

Die zeitliche Überlappung von Brut und Mauser ermittelten wir anhand der Daten von 92 Steinschmätzern, deren Mauserstatus während der Jungenaufzucht innerhalb von 40 Tagen ab Brutbeginn, also bis zu einem Jungenalter von ca. 20 Tagen, festgestellt wurde. Wir überprüften mit Chi-Quadrat ( $\chi^2$ ) Tests, ob sich der Anteil der mausernden Vögel zwischen Nicht-Spätbrütern und Spätbrütern und zwischen den Geschlechtern unterschied.

Für die Schätzung der Überlebenswahrscheinlichkeit von Nicht-Spätbrütern und Spätbrütern verwendeten wir Rückkehraten im Folgejahr (Flinks et al. 2008). In der Rückkehrate sind sowohl die Überlebensrate wie auch eine eventuelle Abwanderungsrate enthalten (Lebreton et al. 1992), aber die Fehleinschätzung sollte sich in Grenzen halten, weil Steinschmätzer beider Geschlechter eine hohe Brutorttreue aufweisen (Suter 1988; Conder 1989; Buchmann in Vorb.). Darüber hinaus zielte unsere Analyse nicht auf exakte Absolutwerte, sondern auf die relative Rückkehrate von Nicht-Spät-

brütern und Spätbrütern. Unterschiede wurden anhand von  $\chi^2$ -Tests und logistischer Regression untersucht.

Daten von Steinschmätzern aus einem Steinbruch blieben für diese Analyse vorsichtshalber unberücksichtigt, da die Farbringe dort häufig mit Kalklehm verschmiert waren und so die Altvögel im Folgejahr nicht immer eindeutig identifiziert werden konnten.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Mauserverlauf und Brutverhalten

Der Mauserverlauf der untersuchten Steinschmätzerpopulation wird in Abbildung 1 für die Männchen und Weibchen separat gezeigt. Die Mauser der Männchen begann im Populationsmittel signifikant früher als die der Weibchen, der Unterschied machte insgesamt etwa eine Woche aus ( $z = -2,89$ ;  $p < 0,01$ ; Tab. 3). Auch späte Bruten hatten insgesamt betrachtet einen hochsignifikanten Einfluss auf den Mauserbeginn. Für beide Geschlechter gemeinsam betrachtet, verspätete sich die Mauser der Spätbrüter um durchschnittlich ca. 15 Tage ( $z = -5,69$ ;  $p < 0,001$ ; Tab. 3).

Allerdings wurde das Mauserverhalten der beiden Geschlechter unterschiedlich von Zweit- bzw. Spätbruten beeinflusst. Bei den Männchen (Abb. 1, oben) wiesen Spätbrüter und Nicht-Spätbrüter relativ ähnliche Mauserstufen auf. Der Mauserbeginn der Männchen mit Zweitbrut verspätete sich nur um 6 Tage (Tab. 3). Dieser Unterschied war nicht signifikant. Anders sieht es bei den Weibchen aus (Abb. 1, unten). Weibchen mit Zweitbrut (Tab. 3) verzögerten ihren Mauserbeginn ganz erheblich und statistisch hochsignifikant um 23 Tage. Dieser Unterschied in der Reaktion der Geschlechter auf späte Bruten war statistisch ebenfalls hochsignifikant. Während Männchen und Weibchen mit nur der Erstbrut (Nicht-Spätbrüter) nahezu am gleichen Tag mit der Mauser begannen (Tab. 3), verzögerte sich bei den Spätbrütern der Mauserbeginn der Weibchen gegenüber den Männchen um 16 Tage.

Die geschätzte Variabilität des Mauserbeginns (Standardabweichung, Tab. 3) war zwischen den Geschlechtern und zwischen Spät- und Nichtspätbrütern ähnlich. Auch die Dauer der Mauser unterschied sich kaum zwischen den Geschlechtern. Sie war für beide Geschlechter der Nicht-Spätbrüter mit etwa 60 Tagen ähnlich lang. Auch die Eltern mit Zweitbrut mauserten vergleichbar lang, sie brauchten aber überraschenderweise 8 Tage länger für den Federwechsel (Tab. 3). Diese Tendenz war jedoch angesichts der hohen Variabilität in der Mauserdauer nicht signifikant.

#### 3.2. Paarstrategien

Der Vergleich der Mauserstufen der Paarpartner, die innerhalb einer Woche gefangen wurden, zeigt eine signifikante Korrelation ( $r = 0,80$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 23$ ), obwohl bis auf ein Paar alle untersuchten Vögel der Gruppe der Spätbrüter angehörten. Trotz der hohen Korrelation ließen sich die oben beschriebenen Ge-

**Tab. 3:** Einfluss von Geschlecht und Brut auf die Handschwingenmauser. Dargestellt sind der geschätzte mittlere Mauserbeginn (als Datum und Tag ab 1. Juni), dessen Standardabweichung sowie die Mauserdauer (jeweils  $\pm$  SE). Die Werte sind angegeben für Spätbrüter („Sp“) und Nicht-Spätbrüter („NSp“) unter den Männchen und Weibchen. Schätzwerte basieren auf einem Modell, das interaktive Effekte von Brut und Geschlecht auf den Prozentsatz der nachgewachsenen Federmasse (PFMG) berücksichtigt (U-Z Type 5 Daten, Modell 1). In paarweisen Vergleichen wird mit z-Werten auf Unterschiede zwischen den Gruppen getestet (\*\* $p < 0,001$ , \* $p < 0,01$ , \* $p < 0,05$ ). Tests auf interaktive Effekte sind unterstrichen. Für Stichprobengrößen s. Tabelle 1. – *Effects of sex and breeding on primary moult. Listed are estimated means for moult onset (given as days from June 1 and date), its standard deviation, and moult duration ( $\pm$ SE), based on a model accounting for interactive effects of sex and breeding group (U-Z Type 5 data, model 1 PFMG). Data are given for late-breeding („Sp“) and Non-late breeding („NSp“) males and females. Pairwise z-values test for differences (\*\* $p < 0.001$ , \* $p < 0.01$ , \* $p < 0.05$ ). Results for sex-breeding group interactions are underlined. For sample sizes, see Table 1.*

	♂	♀	Difference – difference	z-Test ♂ vs. ♀	Mittel der Geschlechter – mean of sexes
			♂ – ♀		
Mauserbeginn – <i>moult onset</i>					
NSp	23,4 ± 3,0	22,0 ± 3,4	1,4 ± 4,5	0,31	22,7 ± 2,3
	24. Juni	23. Juni			24. Juni
S	29,2 ± 1,3	45,3 ± 1,9	-16,1 ± 2,4	-6,83 ***	37,2 ± 1,2
	30. Juni	16. Juli			8. Juli
Differenz – <i>difference</i> (NSp-S)	-5,8 ± 3,2	-23,3 ± 3,9	<u>17,5 ± 5,1</u>	<u>3,44</u> ***	-14,6 ± 2,6
z-Test NSp vs. S	-1,78	5,92 ***	<u>3,44</u> ***	-	-5,69 ***
Mittel der Brutgruppen <i>mean of breeding groups</i>	26,3 ± 1,6	33,7 ± 2,0	-7,4 ± 2,6	-2,89 **	
	27. Juni	5. Juli			
SD des Mauserbeginns – <i>SD of moult onset</i>					
NSp	7,2 ± 1,1	7,3 ± 1,1	-0,1 ± 1,5	-0,03	7,3 ± 0,8
S	6,0 ± 0,8	9,9 ± 1,6	-3,9 ± 1,8	-2,19 *	8,0 ± 1,8
Differenz – <i>difference</i> (NSp-S)	1,2 ± 1,4	-2,6 ± 1,9	<u>3,8 ± 2,3</u>	<u>1,65</u>	-0,71 ± 1,2
z-Test NSp vs. S	0,88	-1,39	<u>1,65</u>		-0,61
Mittel der Brutgruppen <i>mean of breeding groups</i>	6,6 ± 0,7	8,6 ± 0,9	-1,9 ± 1,2	-1,70	
Mauserdauer – <i>moult duration</i>					
NSp	61,3 ± 5,9	58,0 ± 6,3	3,3 ± 8,6	0,39	59,6 ± 4,3
S	69,9 ± 5,9	66,6 ± 9,5	4,3 ± 11	0,39	67,7 ± 5,6
Differenz – <i>difference</i> (NSp-S)	-8,6 ± 8,4	-7,6 ± 11	<u>-1,0 ± 14</u>	<u>0,07</u>	-8,0 ± 7,1
z-Test NSp vs. S	-1,03	-0,67	<u>-0,07</u>		-1,15
Mittel der Brutgruppen <i>mean of breeding groups</i>	65,6 ± 4,2	61,8 ± 5,7	3,8 ± 7,1	0,54	

schlechtsunterschiede in der Reaktion auf Spätbruten auch innerhalb der Paare zeigen. Männchen hatten signifikant höhere Mauserstufen als ihre Weibchen (mittlerer Unterschied  $\pm$  SE = 4,60  $\pm$  1,0,  $p < 0.001$ ). Eine Überlappung von Mauser und Brut konnte nur an Steinschmätzern mit Spätbrut überprüft werden ( $n = 89$ ), wobei die Männchen die beiden Vorgänge deutlich stärker verschachtelten als die Weibchen (Überlappung: Männchen 71,1 %; Weibchen 25,5 % mit Brut und Mauser,  $\chi^2=18,27$ ,  $p < 0,001$ ).

### 3.3. Einbettung der Mauser in den Jahreszyklus

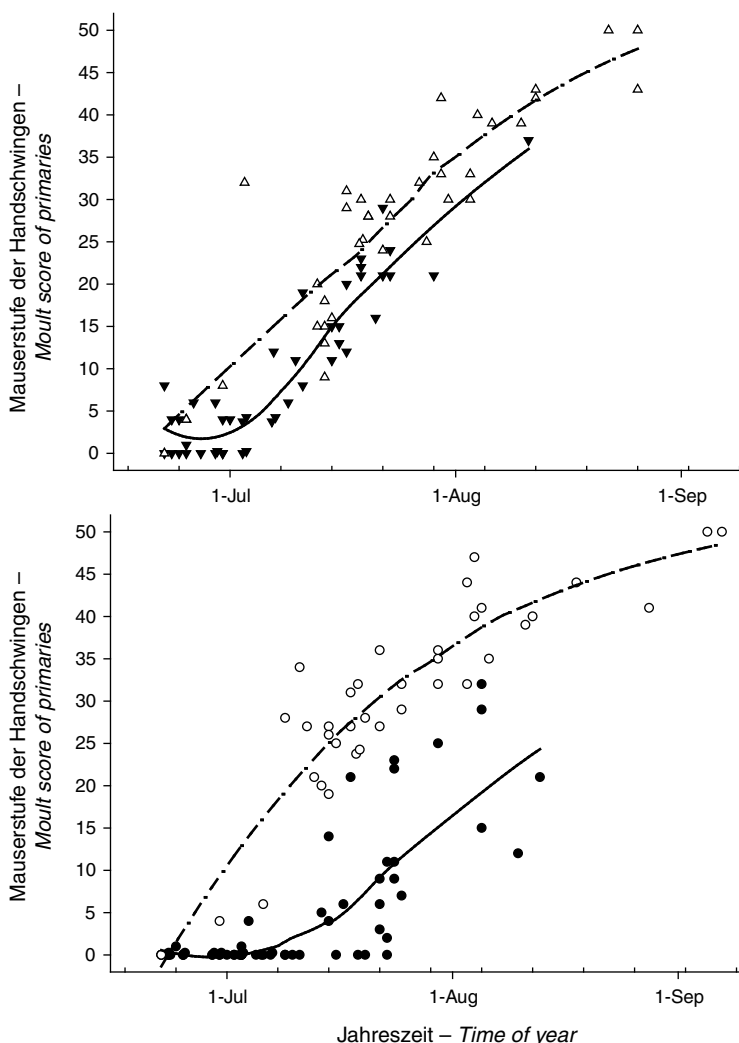
Der Median des Legebeginns von Zweitbruten der untersuchten Steinschmätzerpopulation war der 9. Juni

( $\pm$  1,8 Tage SD; Buchmann 2001 und unpubl. Daten). Somit bleiben männlichen Spätbrütern ab Legebeginn etwa 3 Wochen (20 Tage) und weiblichen Spätbrütern etwa 5 Wochen (37 Tage) bis zu ihrem mittleren Mauserbeginn (Tab. 3). Für beide Geschlechter bedeutet dies, dass die Mauser beginnt, bevor die Jungen selbstständig sind. Vom Mauserbeginn bis zum mittleren Wegzugdatum am 8. September ( $\pm$  5,6 Tage) verbleiben männlichen Spätbrütern 69 und weiblichen Spätbrütern nur 53 Tage (Tab. 3). Anhand der geschätzten Mauserdauer (Tab. 3) dürften männliche Spätbrüter zu diesem Zeitpunkt ihre Mauser gerade beendet haben, während Weibchen ihre Federn erst 2 Wochen nach dem Wegzug erneuert haben sollten.

### 3.4. Rückkehrrate

Die Rückkehrrate (Tab. 4), der auf den Mauserstatus kontrollierten Steinschmätzer im Folgejahr, liegt bei durchschnittlich 23,5 % (SE = 3,7, n = 136). Männchen haben zwar eine etwas höhere Rückkehrrate als Weibchen, aber dieser Unterschied ist statistisch nicht signifikant (Tab. 4). Auch eine Altersabhängigkeit der Rückkehrrate ließ sich nicht nachweisen. Die Rückkehrrate der Steinschmätzer mit Zweitbrut lag unerwartet etwas höher als die der Steinschmätzer ohne Spätbrut, doch war dieser Unterschied angesichts der geringen Stichprobengröße nicht signifikant (Tab. 4).

**Abb. 1** Handschwingenmauser von männlichen (oben) und weiblichen (unten) Steinschmätzern. Die Abbildung zeigt die ermittelte Mauserstufe am Tag der Kontrolle separat für Vögel, die nur frühe Bruten aufzogen (Nicht-Spätbrüter, offene Symbole und durchbrochene Linien) und für Vögel, die noch spät im Jahr gebrütet haben (Spätbrüter, gefüllte Symbole und durchgezogene Linien). Die Kurven zeigen Loess-Linien für einen Stichprobenanteil von 75%. – *Primary moult in male (upper plot) and female (lower plot) Wheatears. The graphs plot moult scores against time for birds breeding only early (non-late breeders open symbols and dashed lines) and birds breeding late in the season (late-breeders filled symbols and solid lines). The curves are Loess lines for sampling proportion 75 %.*



**Tab. 4:** Rückkehrraten in Beziehung zu Geschlecht, Brutstatus und Alter beim Steinschmätzer ( $\pm$ SE). SE basiert auf binominalen Stichproben; die Altersklassen unterscheiden zwischen Steinschmätzern, die bei der Mauserkontrolle entweder einjährig oder älter waren. – *Analysis of return proportions in relation to sex, breeding status and age in wheatears; SE for return rates is based on binomial sampling; age categories distinguish birds captured for moult control when one-year old from those older than one year.*

	Anzahl der Vögel Number of birds	Rückkehranteil Return proportion $\pm$ SE	Statistischer Vergleich statistical comparison
Alle Vögel – all birds	136	23,5 $\pm$ 3,7	
♂	61	26,2 $\pm$ 5,6	♂ vs. ♀: $\chi^2_1 = 0,45$ (p = 0,50)
♀	75	21,3 $\pm$ 4,7	
Nicht-Spätbrüter – non-late breeders	54	18,6 $\pm$ 5,3	Spätbrüter vs. Nicht-Spätbrüter (non late vs. late breeders): $\chi^2_1 = 1,25$ (p = 0,26)
Spätbrüter – late breeders	82	26,8 $\pm$ 4,9	
Einjährige – one year-old	64	25,0 $\pm$ 5,4	Einjährig vs. mehrjährig (one year old vs. older): $\chi^2_1 = 0,15$ (p = 0,70)
Mehrjährige – older	72	22,2 $\pm$ 4,9	

## 4. Diskussion

### 4.1. Mauserverlauf und Brutverhalten

Unsere Studie zeigt am Beispiel des Steinschmätzers, wie ein Weitstreckenzieher eine Verlängerung der Brutzeit bei späten Gelegen zeitlich ausgleicht. Wie bereits berichtet (Buchmann 2001), kommen Zweitbruten und zeitlich entsprechende späte Nachgelege in der untersuchten Steinschmätzerpopulation bei ca. 30 % der Paare und damit relativ häufig vor. Die späten Bruten haben deutlichen Einfluss auf das saisonale Zeitmanagement und die zeitliche Lage der Mauser.

Die hier dargestellten Befunde zur Beweglichkeit der Mauser bei Spätbrütern sind in ähnlichem Detail bisher nur von wenigen Arten bekannt (Flinks et al. 2008). In der Diskussion der Ergebnisse nehmen wir daher Bezug auf eine am ehesten vergleichbare Studie zu Brut und Mauser bei Schwarzkehlchen (Flinks et al. 2008). Die Befunde wurden mit den gleichen Methoden erhoben und ebenfalls mithilfe des Underhill-Zucchini Modells analysiert. Beide Arten brüten sympatrisch und sind sowohl in ökologischer als auch in phylogenetischer Hinsicht gut vergleichbar. Sie gehören zu den Kleinen Drosseln und sind insektivore Zugvögel, die offene Habitate nutzen. Jedoch zeigen sie bezüglich ihres Zugverhaltens auch deutliche Unterschiede, denn Steinschmätzer sind Weitstreckenzieher, Schwarzkehlchen dagegen Kurzstreckenzieher. Diese Unterschiede spiegeln sich auch in der Zeitspanne wider, die die beiden Arten in ihrem Brut- und Mausergebiet verbringen. Im Gegensatz zu Steinschmätzern, die von Anfang April bis Anfang September ca. 150 Tage im Sommergebiet anwesend sind, haben Schwarzkehlchen von Anfang März bis Ende Oktober ca. 240 Tage Zeit für Brut und Mauser. Uns schien es deshalb lohnenswert, die Mauseranpassung in die saisonalen Aktivitäten dieser beiden Vogelarten genauer zu vergleichen.

Steinschmätzer der hier untersuchten Populationen haben im Durchschnitt von Mauserbeginn bis zum Wegzug 72 Tage Zeit für den Federwechsel. Im Gegensatz zu vielen anderen Vogelarten (Slagsvold 1999) beginnen beim Steinschmätzer nach dem Ende der Erstbrut beide Geschlechter gleichzeitig mit der Mauser (Abb. 1 und Tab. 3), im Durchschnitt am 23. Juni. Paare mit späten Bruten verzögern, wie zu erwarten, den Mauserbeginn, und dabei unterscheiden sich die Geschlechter deutlich. Die Männchen beginnen die Mauser im Durchschnitt etwa sechs Tage, Weibchen dagegen ca. 23 Tage später als solche ohne späte Bruten (Tab. 3). Die Männchen, die an der Bebrütung der Eier nicht beteiligt sind, beginnen unmittelbar nach der Eiablage mit ihrem Federwechsel. Infolgedessen überlappen die meisten spätbrütenden Männchen (ca. 71 %) Brut und Mauser. Bei den Weibchen dagegen überlappen diese Aktivitäten durch die starke Verzögerung des Mauserbeginns nur bei wenigen Vögeln (ca. 25 %). Sie beginnen die Mauser nicht schon während der Bebrütung, son-

dern erst während der Jungenaufzucht ab einem Nestlingsalter von etwa einer Woche. Möglicherweise könnte ein noch früherer Mauserbeginn den fleischigen Brutfleck oder die Bebrütung durch eine vermutlich etwas höhere Körpertemperatur während der Mauser (vgl. Gimpel; Newton 1966) beeinträchtigen.

Schwarzkehlchen beginnen wie viele andere Kurzstreckenzieher (Jenni & Winkler 1994; Kjellen 1994) deutlich später mit der Mauser und schließen sie auch später ab. Im Durchschnitt fängt bei ihnen die Mauser etwa einen Monat später an und dauert ähnlich lange (Flinks et al. 2008). Im Vergleich zu den Steinschmätzern setzt die Mauser jedoch bei Schwarzkehlchen bei den Männchen deutlich früher ein als bei den Weibchen (Nicht-Spätbrüter: Vorsprung ca. 13 Tage, Spätbrüter 24 Tage). Spätbrütende Weibchen verzögerten ihren Mauserbeginn nur um 10 Tage (Steinschmätzer: 23 Tage), Männchen um einen Tag (Steinschmätzer: 6 Tage). Daher ergaben sich für spät brütende Schwarzkehlchen ähnlich hohe Werte für eine Überlappung von Brut und Mauser (Männchen 82 %, Weibchen 28 %) wie beim Steinschmätzer. Diese Ähnlichkeit überrascht, denn man könnte annehmen, dass Steinschmätzer, die früher mit der Mauser beginnen und weniger Zeit bis zum Wegzug haben, ihre Aktivitäten stärker überlappen als Schwarzkehlchen.

Die von uns ermittelten Mauserzeiten für den Steinschmätzer liegen zeitlich zwar in dem Bereich, der auch aus der Literatur bekannt ist (Williamson 1957; Snow 1969; Ginn & Melville 1983), mit 58 bis 70 Tagen ist die Zeitdauer (vgl. Tab. 3) aber deutlich länger als in anderen Arbeiten angegeben. Dies scheint weniger an den Daten selbst zu liegen als an der Methodik. Die Umrechnung von Mauserstufen in Prozent der nachgewachsenen Federmasse und die Verwendung des Underhill-Zucchini Modells, das Vögel vor und nach der Mauser separat berücksichtigt, bewirken eine genauere Schätzung der Mauserdauer. Dies wurde von Newton und Rothery (2000) für den Gimpel im Detail nachgewiesen. Für den Steinschmätzer weisen einzelne Wiederfangdaten darauf hin, dass die Mauserdauer in der Tat in der Literatur unterschätzt wurde (Williamson 1957).

Da den noch spät brütenden Steinschmätzern wenig Zeit für den Federwechsel verbleibt, sollte man annehmen, dass die Mauser beschleunigt wird (Jenni & Winkler 1994; Kjellen 1994). Aber tendenziell lässt sich das genaue Gegenteil beobachten. Die Mauserdauer beider Geschlechter wird um ca. 8 Tage verlängert (Tab. 3). Offensichtlich wirkt sich die Doppelbelastung durch Aufzucht und Mauser verlangsamernd auf den Federwechsel aus. Dies kann mit energetischen Einsparungen zusammenhängen oder einer allzu großen Beeinträchtigung der Manövrierfähigkeit bei der Insektenjagd entgegenwirken (Williamson 1957; Siikamäki 1998; Lind 2001). Ein weiterer möglicher Grund gegen eine beschleunigte Mauser von Spätbrütern könnte ein ne-

gativer Einfluss von schnellem Federwachstum auf die Federqualität sein (Hall & Fransson 2000; Dawson et al. 2000; Serra 2001). Eine ähnliche Verlängerung der Mauserdauer bei Spätbrütern wurde auch von Schwarzkehlchen (Flinks et al. 2008) und montanen Dachsammern *Zonotrichia leucophrys oriantha* (Morton & Morton 1990) berichtet.

Die beschriebenen Veränderungen des Mauserablaufs lassen sich in Bezug setzen zum Paarverhalten (Noskov et al. 1999). Nach dem Selbständigwerden der Jungen Mitte Juni können bei den Steinschmättern die Eltern ohne Spätbrut zügig und gleichzeitig mit der Mauser beginnen. Paare, die noch spät brüten, verschieben ihren Mauserbeginn dagegen je nach Geschlecht unterschiedlich stark (Tab. 3), was mit der Beteiligung an der Aufzucht zusammenhängen dürfte. Die Männchen überlappen Brut und Mauser stärker als die Weibchen und scheinen ihren Anteil an der Jungenaufzucht stark zu reduzieren. Dies bestätigen auch die Beobachtungen von Williamson (1957) und Conder (1989), denen zufolge Männchen spät brütender Paare die Brut mit Mauserbeginn verlassen haben. Steinschmätzerweibchen erbringen sowohl hinsichtlich der Jungenaufzucht als auch durch Verschiebung der Mauserzeiten einen größeren Einsatz in Spätbruten als ihre männlichen Brutpartner. Der gleichzeitige Mauserbeginn von Männchen und Weibchen ohne Spätbrut lässt darauf schließen, dass auch Weibchen grundsätzlich von einer frühen Mauser profitieren. Dennoch verschieben Weibchen mit Spätbrut ihren Mauserbeginn massiv und deutlich stärker als ihre Männchen. Rechnerisch werden sie bei gleicher Verringerung des Mauser tempos erst 13 Tage nach dem mittleren letzten Wegzugstermin mit der Mauser fertig. Einige Weibchen müssten also mit noch wachsenden äußeren Handschwingen ihren Wegzug beginnen. Da wir Steinschmätzerweibchen allerdings nicht in den späten Mauserstadien gefangen haben (Abb. 1), können wir nicht einschätzen, ob der Federwechsel kurz vor der Fertigstellung noch beschleunigt wurde. Spätbrütende Männchen dagegen schließen rechnerisch exakt mit dem mittleren letzten Wegzugstermin ihre Mauser ab. Nach Williamson (1957) und Conder (1989) verlassen die noch spät brütenden Steinschmätzerpaare und ihre Jungen als letzte die Brutgebiete und überlappen gelegentlich Mauser und Zug.

Bei den Schwarzkehlchen scheinen die Nachteile durch spätes Brüten gleichmäßiger zwischen den Geschlechtern verteilt zu sein (Flinks et al. 2008). Ein Verlassen der Brut zu Mauserbeginn durch spätbrütende Männchen wurde bei den Schwarzkehlchen in keinem Fall beobachtet. Zwar verzögerten die Weibchen, nicht aber ihre Partner, den Mauserbeginn, aber spätbrütende Männchen verlangsamten ihre Mauser deutlich stärker als Weibchen, so dass sie gleichzeitig mit den später mausernden Weibchen den Federwechsel beendeten (Flinks et al. 2008). Dennoch konnten die Männchen, aber nicht die Weibchen, bis zum Ende der Brutzeit ihre

Körpermasse etwas erhöhen (Flinks & Kolb 1997). Dies deutet an, dass die Kosten der Männchen auch bei Schwarzkehlchen geringer sind als die der Weibchen.

Ein überraschender Gesamtbefund im Vergleich zwischen Steinschmättern und Schwarzkehlchen ist die größere Beweglichkeit des Mauserbeginns bei den weitstreckenziehenden Steinschmättern. Bei Spätbrütern verzögerte sich der Mauserbeginn sowohl bei den Weibchen (Steinschmätzer: 23 Tage, Schwarzkehlchen 10 Tage) als auch den Männchen (Steinschmätzer: 6 Tage, Schwarzkehlchen 1 Tag) deutlicher (Flinks et al. 2008). Möglicherweise hängt die größere Beweglichkeit mit der insgesamt früheren Mauser der Steinschmätzer zusammen. Dabei könnten auch photoperiodische Faktoren (Gwinner 1986) eine Rolle spielen. Zu Mauserbeginn der Steinschmätzer kurz nach der Sommersonnenwende nimmt die Länge des Lichttages nur sehr langsam ab. Zur Zeit des Mauserbeginns bei Schwarzkehlchen dagegen verkürzt sich die Tageslänge schnell und der Zeitdruck auf den Mauserbeginn könnte schnell anwachsen.

#### 4.2. Rückkehrraten

Die Geburts- und Brutortstreue des Steinschmätzers ist insgesamt relativ hoch und steigt, wie bei einigen anderen Arten (Brooke 1979; Greenwood & Harvey 1982; Flinks et al. 2008), mit dem Reproduktionserfolg (Suter 1988; Conder 1989). Im Gegensatz zu anderen Arten (Greenwood & Harvey 1982; Conder 1989; Clark et al. 1997) unterschieden sich weder die Rückkehrraten der Geschlechter noch ließ sich eine Altersabhängigkeit zeigen. Nach Lebreton et al. (1992) wird eine hohe Überlebenswahrscheinlichkeit möglicherweise durch Abwanderung vom Brutort bedingt unterschätzt. Die Auswertungen einer deutlich größeren Stichprobe der untersuchten Populationen scheinen aber eher darauf hinzudeuten, dass die Rheinland-Pfälzischen Steinschmätzer nur in sehr geringem Umfang abwandern, d. h. eine sehr hohe Geburtsorttreue zeigen (Buchmann in Vorb.).

Überraschenderweise fanden wir keinerlei Hinweise auf Nachteile für Steinschmätzer, die spät im Jahr zusätzlich brüten und ihre Mauserzeit verschieben. Für diese Vögel müsste man annehmen, dass sich auf Grund der höheren Belastung ihre Rückkehrrate gegenüber Nicht-Spätbrütern reduziert. Im Gegenteil dazu zeigte sich bei dieser Untersuchung (Tab. 4) aber eine eher höhere Rückkehrrate gerade der noch spät brütenden Steinschmätzer, und das für beide Geschlechter. Obwohl für die Weibchen aufgrund ihrer stärkeren Verzögerung der Mauser der zeitliche Druck erhöht ist, hat er offensichtlich keinen messbar negativen Einfluss auf die Rückkehrwahrscheinlichkeit.

Für diese Beobachtungen bieten sich verschiedene Erklärungsansätze an. Wegen des relativ hohen Bruterfolges der noch spät brütenden Steinschmätzer könnten sie zum Einen besonders motiviert sein, an den Brutort



des Vorjahres zurückzukehren (Newton 1989), was die höheren Rückkehraten erklären könnte. Zum anderen sind Steinschmätzer mit Zweitbruten überwiegend mehrjährig (Buchmann 2001) und kehren sehr früh in ihre Brutgebiete zurück, d. h., sie kennen ihren Brutplatz oft schon lange und haben mehr Zeit als andere für ihr Brutgeschäft.

Bei einigen anderen Vogelarten sind jedoch geringere Überlebenswahrscheinlichkeiten von Spätbrütern gefunden worden (Newton 1966; Nilsson & Svensson 1996; Slagsvold & Dale 1996; Hemborg & Merilä 1998). Newton (1966) z. B. beobachtete einen deutlichen Rückgang der Wiederfangraten von 24 % auf 10 % bei spät brütenden gegenüber früh brütenden Gimpeln. Trauerschnäpper waren nach künstlich induzierter Mauser eher bereit, während der Brut abzuwandern als Kontrollvögel (Slagsvold & Dale 1996, Hemborg & Lundberg 1998). In weiteren Untersuchungen zu experimentell erzeugter Brut-Mauser Überlappung wurden ebenfalls verringerte Überlebensraten nachgewiesen (Svensson & Nilsson 1997; Sanz 1999; Siikamäki et al. 1994).

Möglicherweise beruhen diese Diskrepanzen auf Unterschieden zwischen natürlichen und experimentell erzeugten Spätbruten. Bei den meisten Arbeiten, in denen verringerte Überlebenswahrscheinlichkeiten nachgewiesen wurden, handelte es sich um induzierte späte Bruten (Nilsson 1999). Im Gegensatz dazu zeigen viele Studien an naturbelassenen Bruten ein ähnliches Ergebnis wie unsere Befunde zu spätbrütenden Steinschmätzern (Überblicke in Johannesen et al. 2003, Flinks et al. 2008). Unter den Untersuchungen an natürlich auftretenden Spätbruten berichten nur zwei von reduzierten Rückkehraten (Newton 1966; Hemborg 1999). Beim Dunkellaubsänger führte spätes Brüten nur bei den an zweiter Stelle stehenden polygynen, nicht aber bei monogamen und an erster Stelle stehenden polygamen Weibchen zu verringerter Überlebenswahrscheinlichkeit (Forstmeier et al. 2001). Allgemein ließ sich häufig nachweisen, dass Individuen mit höherer Reproduktionsrate wider Erwarten auch eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit zeigten (Van Noordwijk & de Jong 1986; Newton 1989; Johannesen et al. 2003; Flinks et al. 2008). Dieser Befund wird mit Unterschieden in der „Qualität“ oder körperlichen Verfassung von Individuen erklärt. Dies scheint auf die von uns untersuchten Steinschmätzer zuzutreffen. Der relativ hohe Anteil der Spätbrüter, der großenteils aus älteren Vögeln bestand, konnte einen hohen zusätzlichen Bruterfolg erzielen (Buchmann 2001; Nesterfolg von Zweitbruten 83 %). Obwohl diese Vögel neben der zusätzlichen Brutpflege ihren Mauserablauf variierten und teilweise Brut und Mauser überlappten, ließen sich keine erhöhten messbaren Kosten für die Vögel nachweisen. Wir vermuten daher, dass nur Steinschmätzer in bester körperlicher Verfassung eine Spätbrut beginnen und das Risiko einer Doppelbelastung ausgleichen können.

## 5. Zusammenfassung

Unsere Studie hat am Steinschmätzer die Folgen einer verlängerten Brutzeit durch zusätzliche Spätbruten für das Zeitmanagement von Weistreckenziehern untersucht. Wir fragten, ob der Zeitverlauf der Mauser verändert wird, ob saisonale Aktivitäten verschachtelt werden und ob die Geschlechter unterschiedlich auf spätes Brüten reagieren. Zudem erwarteten wir eine verminderte Rückkehrate von Spätbrütern. Die Ergebnisse zeigen, dass Steinschmätzer beider Geschlechter ohne Spätbruten kurz nach dem Ausfliegen der Jungen gleichzeitig mit der Mauser beginnen, während spät brütende Steinschmätzer den Mauserbeginn verzögern. Die Verzögerung ist bei den Weibchen (23 Tage) viel ausgeprägter als bei den Männchen (6 Tage). Infolgedessen überlappten spätbrütende Männchen häufig Brut und Mauser, während die Weibchen möglicherweise vor dem Zugbeginn in Zeitdruck gerieten. Trotz des späten Mauserbeginns wechselten Spätbrüter beider Geschlechter ihr Gefieder tendenziell um etwa eine Woche langsamer und konnten somit ihre Verspätung nicht kompensieren. Obwohl zwei Bruten für den Steinschmätzer sicher eine höhere Belastung darstellen, zeigten die Rückkehraten keine Benachteiligung auf. Unabhängig von Alter, Geschlecht und Anzahl der Bruten lag die Rate im Populationsmittel bei 23,5 %. Vermutlich ziehen nur Steinschmätzer in ausgezeichneter körperlicher Verfassung Spätbruten auf und gleichen die zusätzliche Belastung aus.

## 6. Literatur

- Brooke M 1979: Differences in the quality of territories held by Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). J. Anim. Ecol. 48: 21-32.
- Buchmann M 2001: Die Brutbiologie des Steinschmätzers (*Oenanthe oenanthe*) auf intensiv genutzten Flächen in Rheinland-Pfalz. Vogelwarte 41: 1-17.
- Burnham KP & Anderson DR 1998: Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Clarke A, Saether B-E & Roskaft E 1997: Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. Oikos 79: 429-438.
- Conder P 1989: The Wheatear. Christopher Helm, London.
- Daan S, Dijkstra C, Drent R & Meijer T 1989: Food supply and the annual timing of avian reproduction. In: Queller H (Hrsg) Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Vol I: 392-407. University of Ottawa Press, Ottawa.
- Dawson A 2003: A detailed analysis of primary feather moult in the Common Starling *Sturnus vulgaris* - new feather mass increases at a constant rate. Ibis 145: 69-76.
- Dawson A & Newton I 2004: Use and validation of a molt score index corrected for primary-feather mass. Auk 121: 372-379.
- Dawson A, Hinsley S, Ferns P, Bonser R & Eccleston L 2000: Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. Proc. R. Soc. Lond. B 267: 2093-2098.
- Flinks H & Kolb H 1997: Veränderungen der Körpermasse adulter Schwarzkehlchen *Saxicola torquata* in Beziehung zum Brut- und Mauserstatus. Vogelwelt 118: 1-10.
- Flinks H, Helm B & Rothery P 2008: Plasticity of moult and breeding schedules in migratory European Stonechats *Saxicola rubicola*. Ibis 150: 687-697.



- Forstmeier W, Kuijper D & Leisler B 2001: Polygyny in the Dusky Warbler, *Phylloscopus fuscatus*: the importance of female qualities. *Anim. Behav.* 62: 1097-1108.
- Foster MS 1974: A model to explain moult-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* 28: 182-190.
- Ginn HB & Melville DS 1983: Moults in birds. BTO Guide 19. Tring.
- Greenwood P & Harvey P 1982: The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 1-21.
- Gwinner E 1986: Circannual rhythms. Endogenous annual clocks in the organization of seasonal processes. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hahn T, Swingle J, Wingfield J & Ramenofsky M 1992: Adjustments of the prebasic moult schedule in birds. *Ornis Scandinavica* 23: 314-321.
- Hall S & Fransson T 2000: Lesser Whitethroats under time-constraint moult more rapidly and grow shorter wing feathers. *J. Avian Biol.* 31: 583-587.
- Hemborg C 1999: Sexual difference in the timing of moult and female reproductive costs in pied flycatchers. *J. Anim. Ecol.* 68: 429-436.
- Hemborg C & Lundberg A 1998: Costs of overlapping reproduction and moult in passerine birds: an experiment with the pied flycatcher. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 19-23.
- Hemborg C & Merilä J 1998: A sexual conflict in collared flycatchers, *Ficedula albicollis*: early male moult reduces female fitness. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 2003-2007.
- Jenni L & Winkler R 1994: Moults and ageing of European Passerines. Academic Press, London, San Diego, New York.
- Johannessen E, Houston D & Russell J 2003: Increased survival and breeding performance of double breeders in little penguins *Eudyptula minor*, New Zealand: evidence for individual bird quality? *J. Avian Biol.* 34: 198-210.
- Kjellén N 1994: Moults in relation to migration in birds - a review. *Ornis Svecica* 4: 1-24.
- Lebreton J-D, Burnham K, Clobert J & Anderson D 1992: Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* 62: 67-118.
- Lind J 2001: Escape flight in moulting Tree Sparrows (*Passer montanus*). *Funct. Ecol.* 15: 29-35.
- Morton G & Morton M 1990: Dynamics of postnuptial moult in free-living mountain white-crowned sparrows. *Condor* 92: 813-828.
- Newton I 1966: The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. *Ibis* 108, 41-67.
- Newton I (Hrsg) 1989: Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- Newton I & Rothery P 2000: Timing and duration of moult in the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*: an appraisal of different analytical procedures. *Ibis* 142: 65-74.
- Nilsson J-A 1999: Fitness consequences of timing of reproduction. In: Adams NJ & Slotow RH (Hrsg) Proc. 22<sup>nd</sup> International Ornithological Congress, Durban: 224-247. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Nilsson J-A & Svensson E 1996: The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 711-714.
- Noskov G A, Rymkevich T A & Iovchenko N 1999: Intraspecific variation of moult: adaptive significance and ways of realization. In: Adams NJ & Slotow RH (Hrsg) Proc. 22<sup>nd</sup> International Ornithological Congress: 544-563. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Orell M & Ojanen M 1980: Overlap between breeding and moulting in the Great Tit *Parus major* and the Willow Tit *P. montanus* in northern Finland. *Ornis Scandinavica* 11: 43-49.
- Payne RB 1972: Mechanisms and control of moult. In: Farner DS & King JR (Hrsg) Avian biology. Vol. II. Academic Press, New York.
- Sanz J 1999: Seasonal variation in reproductive success and post-nuptial moult of Blue Tits in southern Europe: an experimental study. *Oecologia* 121: 377-382.
- Serra L 2001: Duration of primary moult affects primary quality in Grey Plovers *Pluvialis squatarola*. *J. Avian Biol.* 32: 377-380.
- Siikamäki P 1998: Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in Pied Flycatchers. *Ecology* 79: 1789-1796.
- Siikamäki P, Hovi M & Rätti O 1994: A trade-off between current reproduction and moult in the Pied Flycatcher - an experiment. *Funct. Ecol.* 8: 587-593.
- Slagsvold T 1999: Sexual conflict in birds with biparental care: share of care in small vs. large broods and late vs. early broods. In: Adams NJ & Slotow RH (Hrsg) Proc. 22<sup>nd</sup> International Ornithological Congress, Durban 2622-2638. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Slagsvold T & Dale S 1996: Disappearance of female pied flycatchers in relation to breeding stage and experimentally induced moult. *Ecology* 77: 461-471.
- Snow D W 1969: The moult of British thrushes and chats. *Bird Study* 16: 115-129.
- Summers R, Swann R & Nicoll M 1983: The effects of methods on estimates of primary moult duration in the Redshank *Tringa totanus*. *Bird Study* 30: 149-156.
- Suter W 1988: Oenanthe oenanthe.- In: Glutz von Blotzheim UN & Bauer (Hrsg), Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 11. Aula, Wiesbaden.
- Svensson L 1992: Identification guide to European Passerines. 4<sup>th</sup> ed. Rosersberg, Stockholm.
- Svensson E & Nilsson J-A 1997: The trade-off between moult and parental care: a sexual conflict in the Blue Tit? *Behav. Ecol.* 8: 92-98.
- Underhill L 2003: Within ten feathers: primary moult strategies of migratory waders (Charadrii) In: Berthold P, Gwinner E & Sonnenschein E (Hrsg) Avian migration: 187-197. Springer, Heidelberg.
- Underhill LG & Zucchini W 1988: A model for avian primary moult. *Ibis* 130: 358-372.
- Underhill LG & Joubert A 1995: Relative masses of primary feathers. *Ringed Migration* 16: 109-116.
- Underhill LG, Zucchini W & Summers R 1990: A model for avian primary moult-data types based on migration strategies and an example using Redshank *Tringa totanus*. *Ibis* 132: 118-121.
- van Noordwijk AJ & de Jong G 1986: Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Naturalist* 128: 137-142.
- Williamson K 1957: The annual post-nuptial moult in the Wheatear (*Oenanthe oenanthe*). *Bird Banding* 28: 129-135.